

Tartu Ülikool
Loodus- ja täppisteaduste valdkond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika osakond

Helis Soe

**MULLA LÄMMASTIKUSISALDUSE MÕJU
METSADE SÜSINIKUBILANSILE**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: PhD Pille Mänd

Tartu 2016

Mulla lämmastikuisalduse mõju metsade süsinikubilansile

Käesolev töö annab ülevaate metsade mulla lämmastikuisaldusest ning lämmastiku kättesaadavuse mõjust metsaökosüsteemide süsinikubilansile. Metsad on olulised süsihappegaasi (CO₂) sidujad ja süsiniku talletajad ning on potentsiaalselt võimelised leevendama kliimamuutuseid. Määrava tähtsusega on lämmastik ning selle kättesaadavus metsamullast. Tagamaks metsade jätkusuutlikku produktiivsust süsinikusidumisel kõrgenevate CO₂ kontsentratsioonide korral, on vajalik pidev toitainete olemasolu ning süsiniku ja lämmastiku ümberpaigutamine erinevate taimeosade lõikes vastavalt keskkonna tingimustele. Pidevalt muutuv atmosfääri koostis ning suurenevad antropogeensed lämmastiku depositsioonid mõjutavad suuremal või väiksemal määral metsades aset leidvat süsiniku- ja lämmastikringeid ning mõju ulatus on kõikides metsatüüpides varieeruv.

mets, muld, lämmastik, süsinik, kliimamuutused

The impact of soil nitrogen content on carbon balance of forests

This paper gives an overview of nitrogen content in forest soils and the impact of the availability of nitrogen in the carbon balance of forest ecosystems. Forests are important carbon dioxide (CO₂) sequesters and carbon reservoirs, so therefore they can mitigate climate change. Nitrogen and its availability in forest soils have an important role here. To ensure the sustainable productivity of forest carbon sequestration, while CO₂ concentration rises, it is necessary to have constant supply of nutrients and relocate carbon and nitrogen to different plant parts in accordance with the environmental conditions. Constantly changing composition of Earth's atmosphere and increasing anthropogenic depositions of nitrogen affect more or less carbon- and nitrogen cycles of forest ecosystems and the extent of this impact is variable in all types of forests.

forest, soil, nitrogen, carbon, climate changes

Sisukord

Sissejuhatus	4
1. Lämmastikuisaldus metsamuldades	6
1.1. Lämmastiku fikseerimine sümbiontide kaasabil	7
1.2. Lämmastiku kättesaadavus	8
1.3. Lämmastiku-saaste	10
2. Lämmastiku mõju metsade süsinikubilansile	11
2.1. Süsinik metsades	11
2.2. Lämmastiku roll süsiniku sidumises	11
2.3. Lämmastikuga rikastamise mõju taimede CO ₂ sidumisele	13
2.4. Lämmastikuga rikastamise mõju mulla CO ₂ sidumisele	17
2.5. Lämmastiku allokatsioon	18
3. Keskkonnamuutuste mõju	19
3.1. CO ₂ kontsentratsiooni tõus atmosfääris	19
3.2. Temperatuuri tõus	20
4. Arutelu.....	22
Kokkuvõte.....	24
Summary	25
Tänuõnad	26
Kasutatud kirjandus.....	27

Sissejuhatus

Metsad on ühed olulisemad atmosfäärset süsihappegaasi (CO₂) siduvad maismaa ökosüsteemid, mis reguleerivad Maa süsinikuringet (Pan jt. 2011). Metsaökosüsteemid moodustavad kogu maismaast umbes 30% (McMahon, 2014) ning on võimelised salvestama kasvuperioodi käigus hulganisti süsinikku nii taimede biomassis kui ka mulla orgaanilises aines, omades nii suurt mõju kliimamuutustele (Macdonald jt. 2011). Hetkeseisuga toimivad metsad küll enamasti süsiniku reservuaaridena, kuid see ei pruugi pidevalt muutuv keskkonnas nii jääda (Jandl ja Schindlbacher, 2014).

Tänapäeva ühiskonnas levib üldine arusaam, et inimtegevus on oluline kliimat mõjutav komponent (Macdonald jt. 2011), mille tõttu on Maa temperatuur ülemaailmselt tõusnud ning süsihappegaasi kontsentratsioon atmosfääris on hüppeliselt suurenenud pärast tööstusrevolutsiooni. Kui varasemalt olid peamised metsade süsinikubilansi muutused seotud metsaraiete ning metsamajandamisviisidega, siis nüüdseks on märkimisväärsimateks mõjutajateks atmosfääri koostise ja kliima muutused (Percy jt. 2003). Näiteks võivad kliimamuutused sõltuvalt piirkonnast kaasa tuua pikaajalisi põuaperioode või hoopiski pikendada vegetatsiooniperioodi, mille tõttu on vastavalt oodata kas metsade kasvutempo langust või tõusu (Jandl ja Schindlbacher, 2014).

Suurendades metsade süsiniku sidumist atmosfäärist ning vähendades kasvuhoonegaaside emissioone tagasi õhku, on kliimamuutuseid võimalik leevendada. Maismaa ökosüsteemid eemaldavad umbes 25–30% antropogeensetest CO₂ emissioonidest (Fleischer jt. 2013; Warlind jt. 2014). Võrreldes teiste maakasutusvormidega on metsade osatähtsus siinkohal suurim, kuna põllud, heinamaad, puhmastikud ei ole võimelised siduma ja talletama süsinikku sama efektiivselt (Jandl ja Schindlbacher, 2014). Hinnanguliselt on metsastamise jaoks sobilikku vaba maad 300–1000 Mha, mis pakuks märkimisväärset leevendust inimkonna tekitatud kahjudele (Macdonald jt. 2011).

Süsiniku- ja lämmastikuringe on omavahel tugevalt seotud läbi biogeokeemilise ringluse (Macdonald jt. 2011). Lämmastiku kättesaadavus piirab süsiniku sidumist ökosüsteemis (Warlind jt. 2014), kuna süsiniku hulk taimedes sõltub lämmastikust (Zaehle ja Dalmonech,

2011). Mida rohkem on taimedele kättesaadavat lämmastikku, seda suurem on fotosünteesi käigus seotava ja talletatava süsihappegaasi hulk. Seega mõjutab lämmastik nii taimede produktsiooni, süsiniku jaotumist erinevate taimeorganite vahel kui ka surnud orgaanilise materjali (varise) ja mulla orgaanilise aine lagundamist (Zaehle ja Dalmonech, 2011).

Kõrge toitainete (sh lämmastiku) kättesaadavuse puhul mullas suudavad metsad siduda suurtes kogustes süsinikku ning mõjutada seeläbi süsinikubilanssi (Fernandez-Martinez jt. 2014). Hiljutised süsiniku- ja lämmastikuringe mudelid viitavad sellele, et antropogeenset päritolu reaktiivse lämmastiku depositsioon soodustab teatud määral süsiniku sidumist maismaa ökosüsteemidesse, pakkudes samal ajal ka väikest kliimat jahutavat mõju (Zaehle ja Dalmonech, 2011). Globaalset lämmastikuringet on viimase sajandi jooksul mõjutanud peamiselt fossiilsete kütuste põletamine ning kunstlike väetiste kasutamine inimkonna poolt (Fan jt. 2014) ning suuremal määral puutuvad atmosfäärse lämmastiku depositsiooniga kokku just tööstus- ja põllumajandusregioonide läheduses paiknevad metsad (Lovett jt. 2013). Ka kliima soojenemisest tingitud temperatuuri ja niiskuse režiimi muutused keskkonnas mõjutavad edaspidi lämmastiku mineralisatsiooni ning selle kättesaadavust mullas (Melillo jt. 2011).

Lämmastik on elusorganismide üks põhikomponentidest, mis on levinud nii taimsetes kui ka loomsetes kudedes (Zaehle ja Dalmonech, 2011). Peamine lämmastikuvaru sisaldub atmosfääris, moodustades selle koostisest 78% (Pärtel ja Mander, 2014), kuid tegemist on mittereaktiivse lämmastikuga (N_2), mida taimed pole võimelised kasutama (Law, 2013). Selleks, et taimed saaksid lämmastikku omastada, peab see olema bioloogiliselt kättesaadavas vormis. Kaks kõige enam taimede poolt kasutatavat reaktiivset lämmastikuvormi mullas ja vees on nitraat (NO_3^-) ja ammoonium (NH_4^+), ning üldiselt on nende varud häirimata ökosüsteemis napid (Zaehle ja Dalmonech, 2011), limiteerides nii suuremat osa protsesse metsaökosüsteemides (Pärtel ja Mander, 2014).

Käesoleva referatiivse töö eesmärgiks on anda ülevaade metsade lämmastikuisaldusest ning analüüsida, kuidas mõjutab mulla lämmastikuvaru ja selle kättesaadavus metsaökosüsteemi süsinikubilanssi.

1. Lämmastikuisaldus metsamuldades

Metsad katavad maakera pindalast umbes 3,7 miljardit hektarit ning nende paiknemine piirkonniti on ebaühtlane – 44% asub troopilistel, 34% boreaalsetel, 13% parasvöötme ja 9% subtroopilistel aladel (McMahon, 2014). Niisamuti on ka metsamuldade toitainete sisaldus sõltuvalt kohalikest tingimustest erinev (LeBauer ja Treseder, 2008). Mitmesugused väetamiskatsed on näidanud, et lämmastikku talletatakse peamiselt mullas ning väiksemal määral mikroobide ja taimede biomassis (Lupi jt. 2013), kus varude erinevuse suurus on peaaegu kolmekordne (Pärtel ja Mander, 2014). Hinnanguliselt on maailma muldade lämmastikuvaru, arvestatuna ühe meetri sügavuselt, ligikaudu 133–140 Pg (1 Pg = 10^{15} g = 1Gt) (Batjes, 1996). Mulla lämmastikuisaldus väheneb sügavuse suurenedes, mistõttu on mulla pealmised kihid lämmastikurikkamad (Binkley ja Hart, 1989). Üldjuhul on metsaökosüsteemides mulla orgaanilise süsiniku C:N suhe kõrge (Macdonald jt. 2011), seega leidub sealsetes muldades rohkem süsinikku kui lämmastikku. Mulla orgaaniline aine sisaldab umbes 58% süsinikku ja 5% lämmastikku (Lupi jt. 2013; Osman, 2013) ning mulla mineraalne osa vaid 2% süsinikku ja 0,14% lämmastikku (Kanal, 2014).

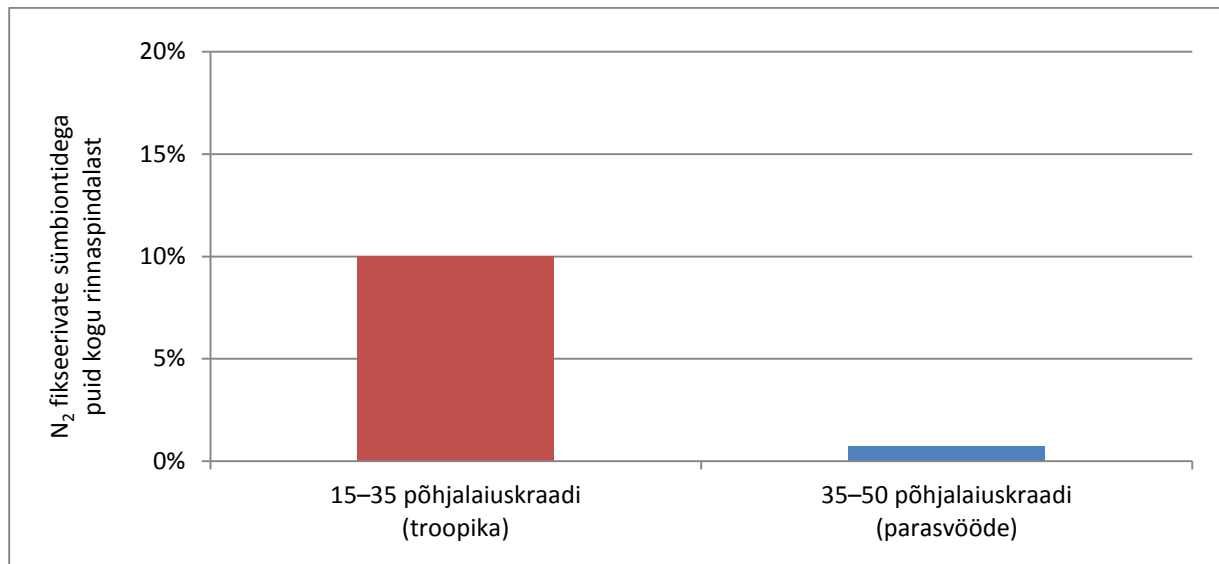
Lämmastikukontsentratsioon mullas kasvab laiuskraadide suurenedes, näidates sõltuvust keskkonna temperatuurist (Xu jt. 2013). Ülejäänud metsatüüpidega võrreldes on boreaalsete metsade mullad ning mikroobide biomass kõige kõrgema süsiniku ja lämmastiku kontsentratsioonidega (Xu jt. 2013). Seevastu on troopiliste ja subtroopiliste metsade lämmastikuvaru mullas väiksem ning lämmastiku limitatsiooni esinemise tõenäosus võiks olla suurim (LeBauer ja Treseder, 2008), kui mitte arvestada erinevaid biotilisi ning abiotilisi tegureid, mis lämmastiku kättesaadavust mõjutavad. Asjaolu, et troopilised metsad on produktiivseimad (Pan jt. 2011), näitab, et loetletud muud tegurid võivad lämmastiku kättesaadavust palju enam mõjutada kui mulla lämmastikuisaldus ajahetkes. Ökosüsteemi lämmastiku kättesaadavus sõltub lämmastiku sisendite (bioloogiline lämmastiku fikseerimine ja atmosfäärne depositsioon) ja lämmastiku-kadude (leostumine ja denitrifikatsioon) vahelisest tasakaalust (Zaehle ja Dalmonech, 2011). Lämmastiku kättesaadavuse hindamine mullast on seega paljude erinevate protsesside koosmõju tulemus, ning esimesed katsed kaugseire

andmeid kasutades modelleerida kogu maismaa ökosüsteemide lämmastiku-limiteeritust (Fisher jt. 2012) annavad reaalse väetamiskatsetega üsna vastupidiseid tulemusi.

1.1. Lämmastiku fikseerimine sümbiontide kaasabil

Lämmastiku fikseerimine looduslikul teel võib toimuda elektrokeemilistes reaktsioonides (nt välgu toimetel) või bioloogilise fikseerimise protsessides (Pärtel ja Mander, 2014). Lämmastiku fikseerimine sümbiontsel teel on võimalik mügarbakterite või aktinobakterite olemasolu korral (Menge jt. 2014). Sümbiontsed bakterid varustavad taime ammoonium-lämmastikuga, saades ise vastu süsinikuallikaid (Pärtel ja Mander, 2014). Nii ei sõltu puude kasv otseselt ainult mulla toitainete sisaldusest, vaid puude ja sümbiontide võimekusest puuduolevat lämmastikku õhust juurde hankida. Mügarbakterite olemasolu ning nendepoolne lämmastiku sidumine sõltub toitainete vajadusest ja kättesaadavusest (Menge jt. 2014). Kui lämmastikuisaldus on mullas parasjagu madal, siis fikseerijad saavad selle varusid suurendada (Batterman jt. 2013), kuid kui kättesaadavus paraneb, siis väheneb ka fikseerimise intensiivsus metsades (Sullivan jt. 2014). Erinevalt mügarbakteritest seovad aktinobakterid lämmastikku isegi siis, kui selle kättesaadavus mullast on taimede kasvuks juba piisav (Menge jt. 2014).

Lämmastikku fikseerivate puude osakaal väiksematel põhjalaiuskraadidel on üle kümne korra suurem kui suurematel (joonis 1). Näiteks leidub paljudes troopilistes metsades rikkalikult puuliike, mis on võimelised parandama mullaviljakust, fikseerides lämmastikku sümbiontselt otse atmosfäärist bakterite kaasabil (Batterman jt. 2013). Mügarbakteritega sümbioosis olevad puud domineerivad <35° põhjalaiustel ning aktinobaktereid kasutavad puuliigid >35° põhjalaiustel (Menge jt. 2014). Põhjapoolsetel laiuskraadidel esinevate sümbiontsete puude osakaal on vaid 0,7% seal leiduvatest puudest ning väiksematel laiuskraadidel on osakaal keskmiselt 10% (joonis 1). Selle osakaalu põhjal võib järeldada, et vähemalt osa (ligikaudu 16%) väiksematel laiuskraadidel paiknevast maastikust oleks ilma sümbiontide kaasabita lämmastiku poolt limiteeritud, kuna fikseerijad tegutsevad aktiivsemalt siis, kui lämmastiku kogus taimede kasvuks pole piisav (Menge jt. 2014). Juhul kui tegemist oleks veelgi limiteerituma piirkonnaga, oleksid lämmastikku fikseerivate sümbiontidega puud vastavalt suurema osakaaluga.



Joonis 1. Dilämmastikku (N₂) fikseerivate sümbiontidega puude osakaal kogu puude rinnaspindalast troopilises ja parasvöötme piirkonnas. Kasutatud andmed: Menge jt. (2010); Menge jt. (2014); ter Steege jt. (2006).

1.2. Lämmastiku kättesaadavus

Enamik taimi peab siiski iseseisvalt vajaliku lämmastiku koguse kätte saama mullast või veest. Mullas olev lämmastik on valdavalt orgaanilises vormis ehk seotud mulla orgaanilise aine varuga (Kanal, 2014). Lämmastiku akumulereerumine orgaanilisse kihti toimub varise mineraliseerumise käigus (Lewis jt. 2014), mille lagunemise kiiruse algfaasis määravad materjalis sisalduvad makroelemendid (süsinik, lämmastik, fosfor), mitte varise hulk (Kanal, 2014). Peenjuurte käive võib tagastada mulda 2–5 korda rohkem orgaanilist ainet ning kuni 6 korda rohkem lämmastikku kui võrastiku varis (Lupi jt. 2013). Kuna lämmastiku kontsentratsioonid mullas vähenevad sügavuse suurenedes (Binkley ja Hart, 1989), siis on maapinnale kogunenud kõduhorisont kõige suurema toiteelemendisisaldusega mullakiht metsas. See aga ei tähenda automaatselt lämmastiku kiiret bioloogilist kättesaadavust taimedele (Kanal, 2014).

Loodusliku lämmastikuringe võtmeelemendiks võib pidada mulla orgaanilist ainet (Lupi jt. 2013), mille teke on tugevalt reguleeritud temperatuuri ja niiskuse poolt (Batterman jt. 2013). Näiteks hakkab temperatuuri tõustes mulla lämmastikuisaldus logaritmiliselt vähenema (Kanal, 2014), mistõttu on troopiliste metsade mullas vähem lämmastikku kui boreaalsetes metsades

(Fisher jt. 2012). Kuumas ja niiskes troopikas on huumuse teke takistatud, kuna orgaanilise aine lagunemine toimub väga kiiresti (Kanal, 2014). Sageli on troopilisi piirkondi käsitletud kui lämmastiku poolt limiteeritud ökosüsteeme (LeBauer ja Treseder, 2008), kuid vaatamata mulla vähesele toitainesisaldusele pole troopiliste metsade puhul tegelikult tegemist lämmastiku poolt enim limiteeritud keskkonnaga, kuna kiiremad lagunemisprotsessid tagavad ka kiiremad lämmastikuvood ning saadud toitained võetakse taimede poolt koheselt kasutusele (Pärtel ja Mander, 2014). Seevastu soodustab niiske ja jahe kliima orgaanilise aine akumulatsiooni boreaalses piirkonnas (Kanal, 2014), kuid mineraliseerumise aeglase kulgemise tõttu on reaalselt kättesaadavat lämmastikku vähe (Vitousek ja Howarth, 1991), kuigi kohati käsitletakse boreaalseid metsi kõige vähem lämmastiku poolt limiteeritud metsadena (Fisher jt. 2012).

On teada, et lämmastiku limitatsioon on häirimata maismaa-ökosüsteemides laialt levinud (Vitousek ja Howarth, 1991), kuid lämmastiku kättesaadavuse hindamine metsades on palju keerulisem kui põllumajanduslikes ökosüsteemides (Binkley ja Hart, 1989). Seda, kas ökosüsteemis on piisavalt lämmastikku või mitte, kontrollitakse tavaliselt lämmastik-väetiste katsetega. Kui juurdelisatud lämmastik soodustab taimede maapealset produktiivsust, siis on tegemist varasemalt lämmastiku poolt limiteeritud alaga (Lupi jt. 2013). LeBauer ja Treseder (2008) leidsid, et enamus ökosüsteeme on lämmastiku poolt limiteeritud, kuna lämmastiku lisamisega kaasnes maapealsete taimede kasvu suurenemine kõikides uuritud bioomides keskmiselt 29% võrra. Ka Fisher jt. (2012) mudelanalüüs näitas, et toitainete puudus pärsib ülemaailmselt maismaataimede produktiivsust ligikaudu 16–28%. Samalaadne, kuid pisut väiksem muutus toimub ka maa-aluses produktsioonis. Lämmastikuga rikastamise katsete käigus suurenes peenjuurte produktsioon maismaa ökosüsteemides 27%, näidates et maapealne ja maa-alune netoprimaarproduktsioon on omavahel positiivselt seotud (Yuan ja Chen, 2012).

Metsade lämmastikuisaldus sõltub peale mulla keemiliste ja füüsikaliste omaduste veel ka varasematest lämmastiku depositsioonidest ja häiringutest (Lupi jt. 2013), kuid ainuüksi mulla lämmastikuisaldus ei anna veel aimu sellest, kui palju on võimalik lämmastiku lisamisel metsade produktsiooni tõsta.

1.3. Lämmastiku-saaste

20. sajandi jooksul on lämmastiku sisenemine biosfääri ülemaailmselt kahekordistunud antropogeensete tegurite tõttu ning on oodata, et tulevikus suurenevad depositsioonid veelgi (LeBauer ja Treseder, 2008). Paljude ekspertide hinnangul on inimese tegevus lämmastikuringet muutnud rohkem kui ühegi teise põhilise elemendi biokeemilist tsüklit (Pärtel ja Mander, 2014). Lämmastiku depositsioon atmosfäärist metsaökosüsteemidesse leiab aset peamiselt põllumajanduslike väetiste kasutamise ja fossiilsete kütuste põletamise tagajärjel (Law, 2013). Boreaalse piirkonna lämmastiku depositsiooni tase jääb alla 12,5 kg N/ha aastas (Maaroufi jt. 2015). Antropogeense lämmastiku depositsiooni suurenemine on tunduvalt juba leevendanud lämmastiku limitatsiooni ning stimuleerinud puude kasvu erinevates metsadetüüpides (Lupi jt. 2013). Lämmastiku depositsioonide kasulikkus või kahju ökosüsteemile sõltub suuresti sellest, kui limiteeritud keskkonnaga on tegemist (LeBauer ja Treseder, 2008).

Juhul kui juba fikseeritud lämmastik jääb taimede poolt kasutamata, võib see kaduma minna kas leostumise tagajärjel veekeskkonda või lendumise (metsatulekahjude esinemisel) ja denitrifikatsiooni käigus tagasi atmosfääri (Vitousek ja Howarth, 1991). Sellisel juhul võib tegemist olla lämmastiku üleküllastusega, mille puhul lämmastiku kättesaadavus ületab mikroobide ja taimede nõudluse (Law, 2013) ning mis pikemas perspektiivis muudab mullad liiga happeliseks (Aber jt. 1998). Lämmastik on küll elusorganismidele vajalik toitaine, kuid selle üleküllus võib mõjutada ökosüsteeme ja inimkonda negatiivselt, tuues kaasa tundlike taimeliikide kadumise, õhusaaste, joogivee reostuse ja mitmed haigused (Sullivan jt. 2014).

2. Lämmastiku mõju metsade süsinikubilansile

2.1. Süsinik metsades

Orgaanilise aine tähtsaimad komponendid on süsinikul põhinevad molekulid, mida taimed seovad atmosfäärist fotosünteesiprotsessi käigus. Süsiniku emiteerimine tagasi atmosfääri toimub nii mullaorganismide kui ka taimede hingamise kaudu. Süsiniku varude ja voogude võrdlus ehk süsinikubilans näitab, kas reservuaar toimib süsiniku talletajana või on hoopis selle allikaks (Pärtel ja Mander, 2014). Hetkel käituvad maismaa ökosüsteemid pigem süsiniku talletajatena kui emiteerijatena, kuna ülemaailmsed keskkonnamuutused on soosinud rohkem fotosünteesi kui mullahingamist ja lagunemist (Percy jt. 2003). Süsiniku sidumise efektiivsus sõltub küll puistu vanusest, kuid pidevalt muutuvates keskkonnaoludes (CO_2 tõus atmosfääris, suurenenud antropogeense lämmastiku depositsioonid) on ka vanemad metsad suutelised säilitama algset süsiniku sidumise efektiivsust (Fang jt. 2014).

Põhiliselt muudavad tänapäeval globaalset süsinikubilanssi inimtegevus või looduslikud häiringud (tuli, põuad, üleujutused, kahjurite äkklevik), kuna häirimata ökosüsteemides on süsiniku varud ja vood enam-vähem tasakaalus (Pärtel ja Mander, 2014). Hinnanguliselt on kõige suurema süsinikuvaruga troopilised metsad, mis võtavad enda alla üle poole (55%) kogu maailma metsaökosüsteemides leiduvast süsinikust. Boreaalsetes metsades leidub kogu maailma metsaökosüsteemide süsinikust 32% ning parasvöötme metsades 14% (Pan jt. 2011). Peamised maismaaökosüsteemi süsinikuvarud paiknevad taimedes (560 Pg) ja mullas (2000 Pg) (Pärtel ja Mander, 2014). Sõltuvalt metsatüübist on süsiniku jagunemine taimede ja mulla vahel erinev. Näiteks on boreaalsetes metsades salvestunud süsiniku kogus suurem muldades (Maaroufi jt. 2015), troopilistes metsades aga taimede biomassis (Pan jt. 2011).

2.2. Lämmastiku roll süsiniku sidumises

Peale tööstusrevolutsiooni algust ehk viimase 250 aasta jooksul on CO_2 kontsentratsioonid atmosfääris tõusnud ligikaudu 30%, põhjustades globaalset kliima soojenemist. Soodustades süsiniku sidumist taimedesse ja mulda on võimalik süsihappegaasi akumulatsiooni atmosfääris

vähendada (Pärtel ja Mander, 2014) ning seeläbi kliimamuutuseid leevendada. Arvatavalt seovad maismaa biosfäärid endasse iga-aastaselt ligikaudu 25–30% inimkonna poolt õhku paisatud CO₂-st (Fleischer jt. 2013; Warlind jt. 2014). Kõrgenenud CO₂ sisaldus atmosfääris suurendab metsade produktiivsust, kuid selleks, et protsess oleks positiivne ja jätkusuutlik, peavad kättesaadavad olema ka toitained (Oishi jt. 2014), sealhulgas lämmastik. Toitainete parem kättesaadavus suurendab biomassi produktsiooni ühe fotosünteesi ühiku kohta ning vähendab metsade heterotroofset hingamist (Fernandez-Martinez jt. 2014). Näiteks selgus Fernandez-Martinez jt. (2014) poolt läbiviidud uuringus, et viljakatel muldadel paiknevate metsade süsiniku kasutamise efektiivsus on keskmiselt 33%, samal ajal kui toitainevaestel metsadel on see vaid 6%. Protsendi suurus näitab, kui suur hulk metsade poolt seotud süsinikust paigutatakse taimede biomassi, tagamaks nende kasvu (Bradford ja Crowther, 2013).

Metsa produktiivsuse pikemaajalisele kasvule aitab kaasa süsiniku paigutamine maa-alustesse taimeosadesse, parandades seeläbi taimede lämmastiku omastamist mullast. See, kui palju süsinikku maa alla ümber paigutub, sõltub eelkõige mulla lämmastiku kättesaadavusest ning taimede nõudlusest lämmastiku järele kasvu edendamise eesmärgil (Drake jt. 2011). Toitainetevaesed metsad peavad kulutama palju energiat (ehk süsinikku) selleks, et üldse toitaineid mullast kätte saada. Kui taimedele kättesaadavaid toitaineid on vähe, siis pannakse suuremat rõhku juureproduktsioonile, mistõttu jääb vähem ressursse maapealse biomassi tootmiseks (Fernandez-Martinez jt. 2014).

Seevastu saavad toitainerikkad metsad kasutada ülejäävat süsinikku puude juurdekasvu tõhustamiseks (Fernandez-Martinez jt. 2014). Mida parem on lämmastiku kättesaadavus mullast, seda rohkem süsinikku paigutatakse maapealsesse produktsiooni (Oishi jt. 2014). Juhul kui taimede produktiivsus ei ole lämmastiku poolt limiteeritud, siis lämmastiku juurdelisamisel muutuseid biomassi kasvus praktiliselt pole. Küll aga mõjutab lämmastikuga väetamine sellisel juhul süsiniku talletamist metsamullas (Cusack jt. 2011).

Lämmastiku kättesaadavus mõjutab tulevikus oluliselt süsiniku sidumist metsaökosüsteemides, eriti kui tegemist on lämmastikuväse keskkonnaga (Macdonald jt. 2011). Tihtipeale aga ei mängi süsiniku omastamise ja netoprimaarproduktsiooni puhul rolli mitte pelgalt lämmastiku limiteeritus, vaid sageli on lämmastiku ja fosfori suhe mullas mittestobiv isegi siis, kui lämmastikku tegelikult ei napi (LeBauer ja Treseder, 2008). Lisaks mõjutavad süsiniku

salvestamist puidukudedesse veel ka muutused vee kättesaadavuses, taimede fotosünteesis, maapealsete taimede hingamises ning CO₂ kontsentratsioonides atmosfääris, mis omakorda sõltuvad kõik temperatuuri tõusust (Melillo jt. 2011).

Erinevad süsiniku- ja lämmastikringe mudelid näitavad, et 21. sajandi jooksul vähendab lämmastiku limitatsioon süsiniku sidumist enim boreaalsetes ning parasvöötme ökosüsteemides (Zaehle ja Dalmonech, 2011). Lämmastiku limiteeriv mõju troopiliste metsade süsiniku sidumisele on aga mudelite kohaselt ebaselgem, kuna lämmastiku kättesaadavus on rohkemal määral mõjutatud selle bioloogilise fikseerimise määrast. Üleüldiselt on reaalselt esinevate lämmastiku depositsioonide mõju hindamine mulla süsinikubilansile keeruline. Seetõttu kasutatakse uuringute läbiviimisel enamasti kõrgemaid lämmastiku väärtusi kui tegelikkuses või kiirendatakse depositsiooni kulgu (Nair jt. 2016).

2.3. Lämmastikuga rikastamise mõju taimede CO₂ sidumisele

Mulla toitainete kättesaadavuse parandamiseks on kasutusele võetud erinevad lämmastikväetised, mis soodustaksid taimede kasvu ja produktsiooni (Xia ja Wan, 2008). Sellisel viisil on võimalik suurendada lämmastiku poolt limiteeritud taimede CO₂ sidumist atmosfäärist fotosünteesi kaudu (Law, 2013). Fotosünteesi käigus seotud süsinikul on erinevaid otstarbeid. Üheks peamiseks ülesandeks on taimede biomassi juurdekasvu tagamine süsiniku ümberpaigutamise teel. Süsiniku allokatsioon toimub vastavalt vajadusele ja tingimustele kas puude lehestikku, tüvesse, juurtesse või reproduktiivsetesse taimeosadesse (Reich jt. 2014).

Puude süsinikuvarude reageerimine lisandunud lämmastikule võib olla kas positiivne või negatiivne ning varieerub sõltuvalt metsatüübist, varasemast maakasutusest ja mulla omadustest (Fowler jt. 2015). Lämmastikuga väetamise tulemusel suureneb enamasti süsiniku paigutamine puitu ning väheneb süsiniku proportsionaalne osakaal peenjuurtes, kusjuures lämmastiku lisamise mõju lehestiku kasvule on sageli marginaalne (tabel 1). Lämmastiku limiteeriva mõju korral võivad lämmastiku depositsioonid suurendada taimede fotosünteesivõimet ning süsiniku sidumist (Fleischer jt. 2013), kuid tegemist on mittelineaarse sõltuvusega (Aber jt. 1989). Esialgu suureneb metsade produktiivsus lämmastiku lisamisel, kuid pikaajalisem lämmastikuga rikastamine võib viia märkimisväärse leostumiseni ning taimede

kasvu vähenemiseni (Aber jt. 1998). Näiteks on okasmetsad lämmastiku depositsioonidele tundlikumad kui lehtpuumetsad ning saavutavad küllastusmomendi juba isegi väikese lämmastiku depositsiooni (8 kg N/ha aastas) korral (Fleischer jt. 2013).

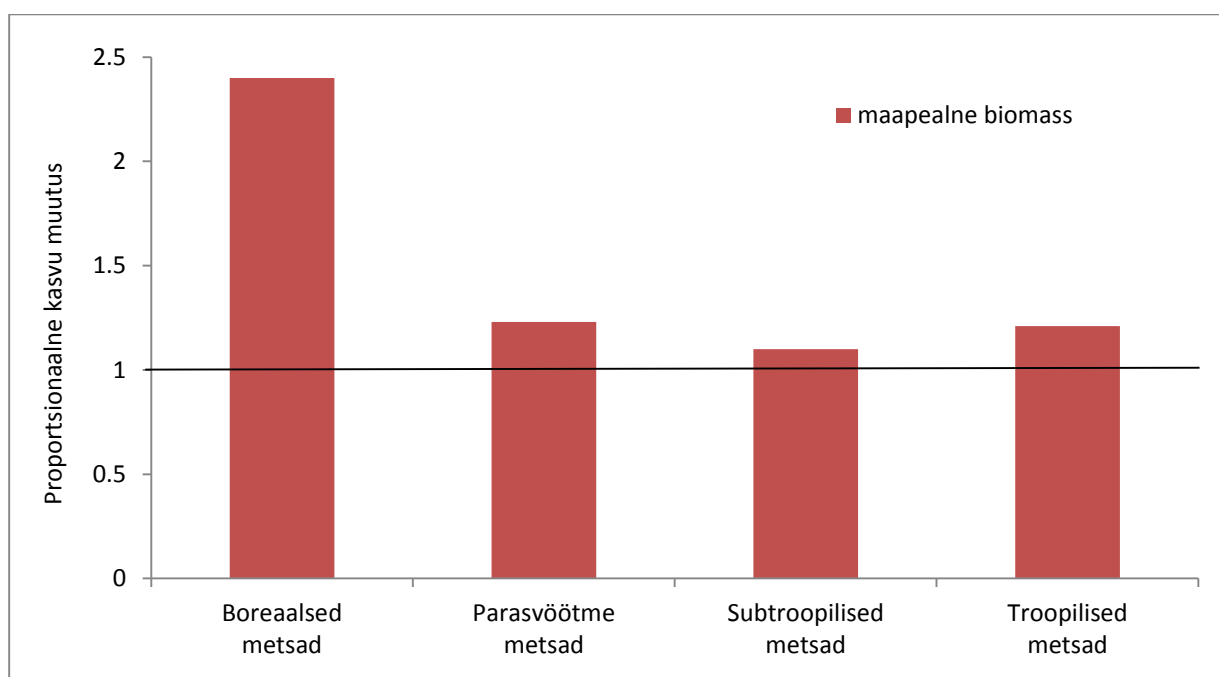
Tabel 1. Süsinikuvaru proportsionaalne muutus erinevates puu osades mulla lämmastiku kättesaadavuse suurenedes. Tabelis kasutatud erinevad sümbolid tähistavad proportsionaalset süsinikusisalduse vähenemist (↓), suurenemist (↑), mõlemapidiseid efekte (↕) või muutuste puudumist (–) erinevate viidatud eksperimentide andmetel. Dybzinsky jt. (2015) ja Running ja Gower (1991) tulemused näitavad mudel-prognoose.

Lehestik	Puit	Peenjuured
– Cusack jt. (2011)	↕ Cusack jt. (2011)	↓ Cusack jt. (2011)
– Dybzinsky jt. (2015)	↑ Dybzinsky jt. (2015)	↓ Dybzinsky jt. (2015)
↓ Running ja Gower (1991)	↑ Running ja Gower (1991)	↕ Running ja Gower (1991)
	↑ Fowler jt. (2015)	↓ Fowler jt. (2015)

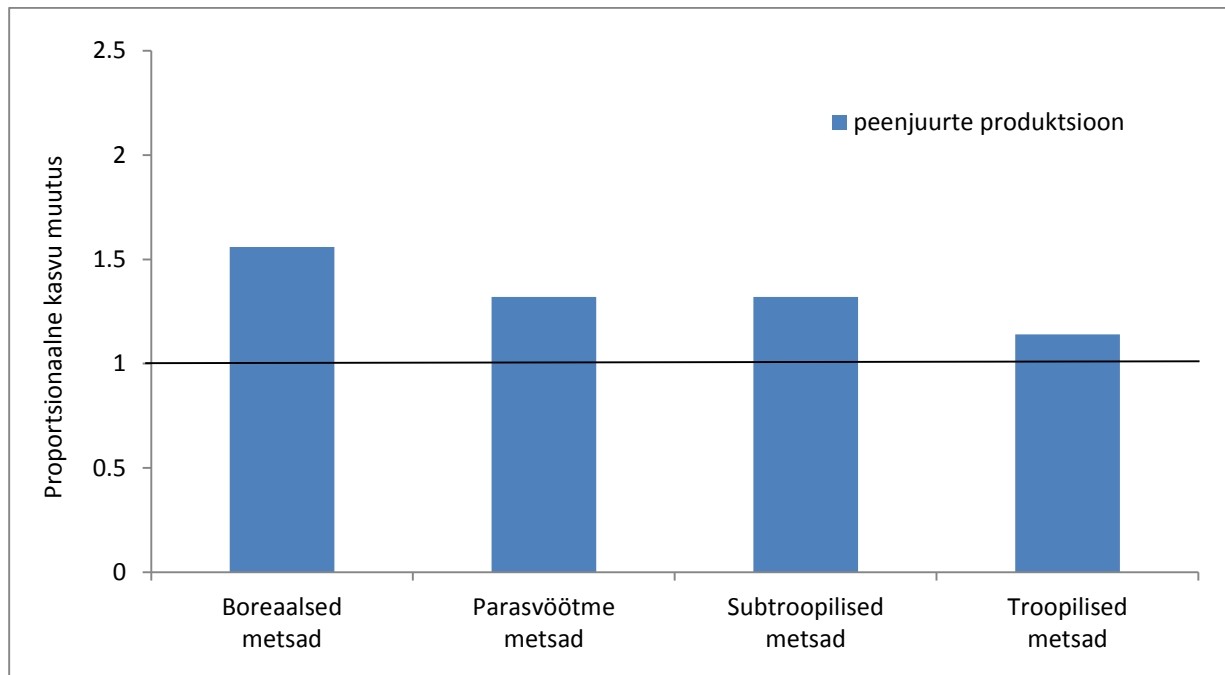
Ka kliimategurid, nagu temperatuur ja sademed, mõjutavad taimede kasvu ning selle reageeringut lämmastiku lisamisele. Taimed, mis kasvavad piirkonnas, kus keskmine aastane temperatuur on kõrgem kui 15 °C, on võimelised suurendama rohkem biomassi kui need, mis asuvad jahedamatel aladel (Xia ja Wan, 2008). Külmaes ökosüsteemides on tihtipeale taimede produktsioon madalam (Reich jt. 2014), kuna kasvuperioodi pikkus on lühem ning toitainete esinemine mullas väiksem. Bergh jt. (2005) leidsid, et boreaalse metsa maksimaalne juurdekasv lämmastiku lisamisel on saavutatav piisava vee kättesaadavuse korral. Põhjapoolsemas piirkonnas, kus vesi ei limiteerinud taimede kasvu, suurenes produktsioon ligikaudu 300% ning lõunapoolsemal alal, kus esines veedefitsiit, suurenes boreaalse metsa produktsioon vaid 100%.

Metaanalüüsides on välja tulnud, et ainuüksi lämmastikuga rikastamine võib taimede produktiivsust ja biomassi suurendada rohkem kui poole võrra (Vadeboncoeur, 2010; Xia ja Wan, 2008). Siinkohal on oluline märkida, et biomassi juurdekasv toimus pigem rohttaimedes kui puittaimedes, mis annab alust arvata, et rohttaimed vajavad kasvuks vähem lämmastikku kui puittaimed (Xia ja Wan, 2008). Samuti reageerivad erinevad metsatüübid lämmastiku lisamisele väga erinevalt. Keskeltläbi põhjustab lämmastikväetise lisamine suurimaid muutuseid

boreaalsete metsade biomassis ja produktsioonis, samas kui lõunapoolsetes piirkondades on mõju vaid minimaalne (joonis 2, joonis 3). Põhjuseid, miks taimede kasvu reageeringuid lämmastiku lisamisele koheselt näha ei ole, võib olla mitmeid: 1) juba olemasolev kõrge lämmastiku depositsioon; 2) lämmastiku leostumise esinemine suurenenud depositsioonide tõttu; 3) lämmastikuisalduse esialgne suurenemine lehtedes (Fan jt. 2014). Lisaks tõhustavad või pärsivad taimede kasvu reageeringut lämmastiku lisamisele veel ka teised tegurid (vesi, fosfor, kaalium, CO₂ jne) (Xia ja Wan, 2008).



Joonis 2. Metsa kasvu limiteeritus lämmastiku kättesaadavuse läbi erinevate metsatüüpide lõikes. Joonisel on näidatud maapealse biomassi keskmist muutust proportsionaalselt pärast lämmastiku lisamist. Paksema joonega tähistatud kontrollväärtus näitab metsade kasvu väetamata tingimustes (100%). Väärtused, mis on >1, viitavad kumulatiivse biomassi suurenemisele. Kasutatud andmed: Bejarano-Castillo jt. (2015); Bergh jt. (2005); Fan jt. (2011); Fowler jt. (2015); Jarvis ja Linder (2000); LeBauer ja Treseder (2008); Mead jt. (1984); Nams jt. (1993); Snowdon ja Benson (1992); Turkington jt. (1998).



Joonis 3. Metsa kasvu limiteeritus lämmastiku kättesaadavuse läbi erinevate metsatüüpide lõikes. Joonisel on näidatud peenjuurte produktsiooni keskmist muutust proportsionaalselt pärast lämmastiku lisamist. Paksema joonega tähistatud kontrollväärtus näitab metsade kasvu väetamata tingimustes (100%). Väärtused, mis on >1, viitavad produktsiooni suurenemisele. Kasutatud andmed: Yuan ja Chen (2012).

Ida-Ameerika lehtpuumetsades läbiviidud uuringus leiti, et lämmastiku lisamisel suureneb süsiniku sidumine ja hoidmine pigem muldades kui puude biomassis (Lovett jt. 2013). Kuue aasta kestel lämmastikuga väetatud parasvöötme lehtmetsades suurenes enamuse puuliikide lämmastikuisaldus lehtedes, kuid mõju puidu juurdekasvule ega ka maapealse netoprimaarproduktsioonile ei täheldatud, viidates sellega lämmastiku limitatsiooni puudumisele. Kuna tegemist oli niigi lämmastikurikaste metsadega, siis puutüvede juurdekasv ning varise tootlikkus ei suurenenud lämmastiku lisamisel (Cusack jt. 2011).

Kuid isegi siis, kui varasemad lämmastiku depositsioonid on olnud keskmisest kõrgemad, võib lämmastiku lisamise järel esineda positiivseid muutuseid maapealse biomassi juurdekasvus, eriti kui tegemist on noore puistuga. 13 aastat kestnud katse käigus suurenesid noores parasvöötme lehtmetsas süsinikuvarud taimede biomassis ligikaudu 27%, suurendades seeläbi metsa kogu süsinikusidumist 22% võrra (Fowler jt. 2015). Lämmastikuga rikastamise mõju võib olla positiivsem noortes metsades, kuna kasvaval ökosüsteemil on suurem toitainete nõudlus,

samal ajal kui täiskasvanud metsade toitainevajadus võib rahuldatud saada sealse toitainete retsirkulatsiooni abil (Vadeboncoeur, 2010). Täiskasvanud ökosüsteemid, mis on lõpetanud biomassi kasvatamise, talletavad lämmastikku enamasti muldades, näidates sellega, et lämmastiku sidumine on palju kiirem kui selle vabastamine (Lewis jt. 2014).

2.4. Lämmastikuga rikastamise mõju mulla CO₂ sidumisele

Lämmastiku depositsioonid on võimelised muutma mulla süsiniku salvestamist läbi varise lagunemise, mulla süsiniku stabiliseerumise ning mullahingamise muutuste kaudu (Cusack jt. 2011). Mullas akumulunud süsinikukoguse suurenemise põhjuseks võib pidada üldjuhul kas orgaanilise aine lagunemise aeglustumist või süsiniku sisendite suurenemist mulda varise ja juurte produktsiooni toimet (Frey jt. 2014).

Frey jt. (2014) leidsid, et lämmastikuga rikastatud parasvöötme metsades saavutati mulla süsiniku sidumise positiivne efekt tänu lagunemise kiiruse vähenemisele, kuna katse käigus vähenes mullas mikroobide biomass ja aktiivsus ning toimus ligniini kiirem akumulatsioon mulda. Ka Lovett jt. (2013) poolt parasvöötme metsades läbi viidud katsetes suurendas lämmastiku lisamine süsiniku akumulatsioonist metsaalusesse orgaanilisse horisonti, vähendades samal ajal selle lagunemist. Tegemist oli üsnagi lämmastikurikka piirkonnaga, kus leidis aset märkimisväärne langus lämmastiku mineralisatsioonis ning nitrifikatsiooni kiiruses mineraalses horisondis, kuid metsaaluses kõduhorisondis mitte.

Kui tavaliselt CO₂ vood mullast suurenevad temperatuuri tõustes, siis lämmastikuga väetamise järel vähenevad nii mulla CO₂ voogude temperatuuri tundlikkus kui ka mullahingamine. Lämmastikuga väetatud parasvöötme metsades vähenes iga-aastane CO₂ voog mullast umbes 21% (Oishi jt. 2014). Kahes troopilises metsas suurenes lämmastiku lisamisel maa-alune süsiniku talletamine, kuid maapealne mitte. Katse käigus vähenes mullahingamine ning seeläbi vähenesid ka süsinikukaod mullast (Cusack jt. 2011).

Subtroopilises metsas läbiviidud lämmastikuga rikastamise katse näitas, et ka selle ökosüsteemi süsiniku sidumine suurenes lämmastiku lisamisel. Esialgelt oli tegemist metsaga, mis oli ise süsiniku allikaks, kuid lämmastikuga rikastamisel toimus tõhusam CO₂ sidumine atmosfäärist. Süsiniku sidumise efektiivsuse tõusu põhjuseks antud ökosüsteemis võib pidada pigem

muutuseid mullahingamises kui biomassi juurdekasvus, kuna lämmastiku lisamine ei mõjutanud netoprimaarproduksiooni. Seevastu aga vähenes mikroobide aktiivsus ja varise lagundamise kiirus 10–29% (Fan jt. 2014).

2.5. Lämmastiku allokatsioon

Stabiilse isotoobi jälgimiskatsed, kus ^{15}N lisatakse otse metsa aluspinnale, näitavad, et 70–80% sadestunud lämmastikust akumuleerub peamiselt mulda, varisesse ja mikroobide biomassi. Puudesse akumuleerub ligikaudu 20% lämmastikust, millest ainult <5% säilitatakse puitunud osades (Nair jt. 2016; Templer jt. 2012). Ka enamik eksperimentaalseid lämmastikuga väetamise katsed parasvöötme metsades näitavad, et suurem osa lisatud lämmastikust säilitatakse mulla orgaanilises materjalis ning ainult väike osa puudes (Lovett jt. 2013). Boreaalses metsas akumuleerus kogu juurdelisatud lämmastikust 50–75% orgaanilisse horisonti (Maaroufi jt. 2015).

Lämmastiku limitatsiooni leevendamine lämmastiku ümberjaotamisega mullast taimestikku sõltub mullas paiknevast lämmastikuvaru suurusest ning selle kättesaadavusest mikroobikooslustele (Melillo jt. 2011). Erinevate metsade metaanalüüs näitas, et kõrgemad lämmastikuisendid põhjustavad lämmastiku liikumist mullast taimedesse, kuid omastatud lämmastikust transporditakse seejärel proportsionaalselt rohkem maapealsetesse taime osadesse, mitte ei kasutata niivõrd juurtes (Templer jt. 2012). Kuue aasta jooksul lämmastikuga väetatud metsades suurenes enamuse puuliikide lämmastikuisaldus lehtedes ja varises (Lovett jt. 2013).

Toitainete ümberpaigutamine erinevate taimeorganite vahel näitab taimede- ja keskkonnavahelist vastasmõju. Kõige enam lämmastiku allokatsiooni mõjutavaks keskkonnateguriks võib pidada aastast keskmist temperatuuri. Taimede üleüldise lämmastiku kontsentratsiooni suurenedes paigutub soojemates piirkondades lämmastiku rohkem puitunud osadesse ning jahedamates piirkondades lehtedesse. Lämmastiku suunamine lehtedesse võimaldab, vaatamata lühikesele kasvuperioodile külmades piirkondades, maksimaalselt ära kasutada fotosünteesi jaoks vajaminevaid ressursse (Yan jt. 2016).

3. Keskkonnamuutuste mõju

3.1. CO₂ kontsentratsiooni tõus atmosfääris

Taimede kasv sõltub lehtede abil õhust saadavatest ressurssidest (päikesevalgus ja CO₂) ning peenjuurestiku abil mullast saadavatest ressurssidest (vesi ja toitained) (Raich jt. 2014). Atmosfääri suurem CO₂-sisaldus ja soojem kliima võivad teatud piirini suurendada metsade produktiivsust (Pärtel ja Mander, 2014), kuid seda vaid toitainete kaasabil. Lämmastiku poolt limiteeritud ökosüsteemides saab süsiniku sidumisel määravaks taimedele kättesaadava lämmastiku kogus (Auyeung jt. 2013). Kui toitainete kättesaadavus pole piisav, siis ei ole oodata ka kiiremat taimede kasvu ega efektiivsemat CO₂ sidumist (Dybzinski jt. 2015; Wieder jt. 2015).

On leitud, et lämmastiku limitatsioon koos tõusva CO₂ kontsentratsiooniga võib vähendada taimede CO₂ omastamist kuni 19%, muutes nii maapinna 2100. aastaks hoopis CO₂ allikaks, kuna mikroobid vabastavad rohkem süsinikku tagasi atmosfääri kui kasvavad taimed suudavad seda endasse siduda (Wieder jt. 2015). Metsa jätkusuutliku produktiivsuse tagamine suurenevate CO₂ kontsentratsioonide korral on saavutatav süsiniku ümberpaiknemisega maa-alustesse taimeosadesse, saamaks mullast lämmastikku paremini kätte (Drake jt. 2011). Selleks, et maismaa-ökosüsteemid oleksid suutelised säilitama pikaajaliselt suurtes kogustes süsinikku kõrgeneva CO₂ kontsentratsiooni korral, peavad lämmastiku sisendid suurenema ning kaod vähenema (Melillo jt. 2011).

Drake jt. (2011) leidsid, et CO₂-ga rikastamise järel suurenenud maa-alused süsinikuvood kiirendasid mulla orgaanilise aine lagunemist ning suurendasid taimede lämmastiku omastamist parasvöötme metsas. Lämmastiku akumulatsioon toimus peamiselt puude võrastikku ning sealt edasi kasutati seda fotosünteesiprotsessi tõhustamiseks, saades tulemuseks süsiniku efektiivsema talletamise biomassis, kuid mitte mullas. Süsiniku tagastamise protsessile lisab hoogu veel ka kliimamuutustest tingitud mulla soojenemine, mille käigus süveneb mullahingamine veelgi ning väheneb mullaniiskus (Melillo jt. 2011).

3.2. Temperatuuri tõus

CO₂ kontsentratsiooni tõus atmosfääris toob omakorda kaasa Maa keskmise temperatuuri kasvu (Koven jt. 2015). Keskmiselt prognoositakse ülemaailmse temperatuuri suurenemist, kuid sõltuvalt piirkonnast võib see ka väheneda. Kliima soojenemine mõjutab ökosüsteemide vee kättesaadavust, taimede produktiivsust, metsatulekahjude esinemist ning jää ja igikeltsa sulamist.

Igikelts on pidevalt külmunud maakoore ülemine osa, mis sisaldab suurtes kogustes mulla orgaanilist süsinikku (Koven jt. 2015). Beermann jt. (2016) näitavad, et selles alaliselt külmunud pinnases leidub ka märkimisväärses koguses taimedele kättesaadavat lämmastikku. Lämmastikuisaldus igikeltsas on suur, kuna mikroobide elutegevus on madalate temperatuuride tõttu väga madal (Beermann jt. 2016). Pinnapealse igikeltsa sulamise suurenemine soojema kliima tõttu, võib kaasa tuua suuri süsinikukadusid sügavamatest mullakihtidest (Koven jt. 2015) ning põhjustada lämmastiku vabastamist (Beermann jt. 2016). Vaatamata sellele, et soojenemise käigus kiirenenud lagunemisprotsessid parandavad lämmastiku kättesaadavust mullast, ei ole eespool mainitud süsinikukadusid võimalik lämmastiku abil tasakaalustada (Koven jt. 2015). Tõenäoliselt ei oma igikeltsast vabastatud lämmastik suurt mõju selle üldisele kättesaadavusele ökosüsteemis (Beermann jt. 2016).

Kliima soojenemine suurendab üldjuhul lämmastiku kättesaadavust mullast (Wieder jt. 2015), kuna lämmastiku mineralisatsioon ja varise lagunemine kiirenevad temperatuuri tõustes (Fang jt. 2014). Seevastu on aga Auyeung jt. (2013) leidnud, et soojendamine ning sademete muutused ei mõjuta lämmastikuringe kiirust ega toitainete kättesaadavust parasvöötme piirkonnas. Kahe aastase põuaeksperimendi käigus vähenesid vaid mineralisatsiooni temperatuuritundlikkus ning nitrifikatsioon. Eickenscheide jt. (2014) poolt läbiviidud katses suurendas mulla kuivendamine mineralisatsiooni.

Lämmastiku mineralisatsiooni kiirenemine toob kaasa süsiniku ümberpaigutamise elusas biomassis (Dybzinsky jt. 2015). Ümberpaigutatava süsiniku koguse määrab seejuures lämmastiku kättesaadavus mullast ning taimede nõudlus lämmastiku järele (Drake jt. 2011). Juhul kui lämmastiku on piisavalt, siis ei paiguta puud enam nii palju süsinikku maa-alustesse osadesse. Seetõttu leiab aset peenjuurte biomassi vähenemine ning maapealsete taimede biomassi suurenemine (Melillo jt. 2011).

Reich jt. (2014) poolt läbiviidud metaanalüüs, mis hõlmas endas >6200 metsa andmeid 61-st riigist, näitas selget seost aasta keskmise temperatuuri ning süsiniku paigutamise vahel taime eriosades. Leiti, et mida soojema piirkonnaga on tegemist, seda suurem on lehestiku produktsioon ning peenjuurte biomassi tootmine jääb sedapuhku tagaplaanile.

4. Arutelu

Erinevate metsatüüpide mulla lämmastikuisaldus ja reaalne kättesaadavus on suuresti varieeruvad. Näiteks boreaalsed metsad, kus mulla lämmastikuvarud on ühed suurimad, on tihtipeale lämmastiku poolt limiteeritud ökosüsteemid. Külma ja niiske kliima ei soodusta mikroobide elutegevust (joonis 1) ega mineralisatsiooni, mistõttu ei saa taimed piisavas koguses toitaineid kätte. Nõudlus ületab pakkumise ning tekib lämmastiku defitsiit.

Seevastu on troopiliste ja subtroopiliste metsade mullad kõige toitainevaesemad, kuid sümbiontsed kaaslejad ning kiire aineriingi toimivad kompenseeriv mehhanismina neis piirkondades. Lämmastiku vähesusest mullas annab aimu lämmastikku fikseerivate bakterite aktiivne elutegevus troopikas (joonis 1). Kui lämmastiku puudust troopilistes piirkondades üldse ei esineks, siis tõenäoliselt väheneks oluliselt ka lämmastikku fikseerivate sümbiontsete bakterite aktiivsus. Samas võivad sümbiontide aktiivsust mõjutada ka mitmed teised keskkonnafaktorid, nagu näiteks liigniiskus ja mulla happelisus (Hungria ja Vargas, 2000).

Kuigi tänapäeval on kasutada hulgaliselt mitmekesiseid andmeid ja meetodeid kogu maakera ökosüsteemide produktiivsuse hindamiseks, siis nende ökosüsteemide produktsiooni lämmastiku-limiteerituse hindamine kaudsete ja lihtsalt rakendatavate meetoditega ei ole seni veel kuigi hästi õnnestunud. Näiteks hindasid Fisher jt. (2012), et troopilised metsad on lämmastiku poolt rohkem limiteeritud kui boreaalsed metsad, kuid erinevad reaalsed väetamiskatsed on näidanud vastupidiseid tulemusi (joonis 2, joonis 3). Lämmastikuga rikastamise järel suurenes kõige rohkem boreaalsete metsade peenjuurte produktsioon ning maa pealse biomassi juurdekasv, näidates sellega lämmastiku limiteerivat mõju taimede kasvule. Troopiliste metsade väetamisel suurenes puude kasv vähem, viidates paremale lämmastiku kättesaadavusele.

Üldiselt on lämmastiku limitatsioon häirimata maismaa-ökosüsteemides laialt levinud, kuid viimase 20. sajandi jooksul on antropogeensed lämmastiku-depositsioonid märkimisväärselt suurenenud. See omakorda aitab kaasa taimede lämmastiku nõudluse rahuldamisele. Lämmastiku depositsioon võib ühe tulemina puidus baseeruvat süsinikuhulka oluliselt suurendada (tabel 1), sõltuvalt piirkonna kliimatilistest eripäradest, metsatüübist ning

varasemast lämmastiku kättesaadavusest mullas. Väetamise algul võib süsiniku allokatsioon juurtesse proportsionaalselt teiste puu osadega suurened ja hiljem langeda (Running ja Gower, 1991). Kuigi väetamiskatsete käigus kasutatud lämmastiku kogused on reaalistest depositsioonidest mitmeid kordi suuremad, on positiivne mõju taimede produktsioonile siiski märgatav ka väiksemate koguste puhul. Mõju on suurem eriti noorte puistute puhul, kuna kasvaval ökosüsteemil on suurem toitainete vajadus.

Kliimamuutused soosivad nii lämmastiku kättesaadavuse suurenemist kui ka vähenemist tulevikus. Kõrgenevate CO₂ kontsentratsioonide tõttu on vaja, et lämmastiku sisendid suureneksid ning kaod väheneksid, kuna vastasel juhul ei ole ökosüsteemid võimelised hakkama saama pidevalt juurdelisanduva süsiniku sidumisega. Kui tavaliselt CO₂ vood mullast suurenevad temperatuuri tõustes, siis lämmastikuga rikastamine aitab seda leevendada, vähendades mulla CO₂ voogude temperatuuritundlikkust ja mullahingamist.

Mida parem on lämmastiku omastamine taimede poolt, seda tõhusam on metsa juurdekasv ning atmosfäärse süsiniku sidumine biomassi. Juhul kui maapealse biomassi juurdekasvu lämmastiku lisamisel ei esine, võib oletada, et tegemist on lämmastikurikka metsaga, kuna reeglina lämmastiku lisamisel juurte biomass suureneb proportsionaalselt vähem kui maapealsete osade biomass (tabel 1). Sellisel juhul paigutatakse suurem osa süsinikust mulda. Süsiniku paigutamine mulda on kliimamuutuste kontekstis kasulik, kuna mullakeskkonnas talletub süsinik pikemaajaliselt kui taimede biomassis. Samas ei ole süsinik ka seal lõpuni kaitstud, kuna tõusev temperatuur võib soodustada mullahingamise protsessi, mille tagajärjel vabaneb rohkem süsinikku tagasi atmosfääri.

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärgiks oli anda ülevaade erinevate metsatüüpide lämmastiksisaldusest mullas ning uurida, kuidas mõjutab lämmastiku kättesaadavus taimede süsiniku sidumist ning muldade süsiniku salvestamist.

Tegemist on aktuaalse teemaga, kuna pidevalt tõusev süsihappegaasi sisaldus atmosfääris on paljude keskkonnategurite muutjaks. Hetkel käituvad enamus metsaökosüsteeme küll süsiniku-reservuaaridena, kuid pole teada, kas see nii ka edaspidi jääb. Analüüsides lämmastiku paiknemist ja kättesaadavust piirkonniti ning võrreldes sealseid süsinikuvooge ja mõju muudele protsessidele, on võimalik hinnata lämmastiku lisandumise kasulikkust metsaökosüsteemide süsinikubilansile.

Kokkuvõttes võib öelda, et lämmastik on metsaökosüsteemide seisukohalt üks olulisemaid toitaineid, mis aitab kaasa süsiniku hoiustamisele taimede biomassis ja mullas, kuid ainuüksi lõputu lämmastiku lisamine ei paranda süsiniku talletamist, kuna paigas peab olema ka näiteks lämmastiku ja fosfori suhe mullas. Lisaks võib üleliigne lämmastik mõjuda metsa tootmisle hoopiski negatiivselt. Siinkohal oleneb mõju ulatus ja suund veel paljudest teistest aspektidest, mis vajaksid edasist uurimist.

Summary

The impact of soil nitrogen content on carbon balance of forests

The aim of this paper was to give an overview of different forest types' nitrogen content in soils and to analyse how does the availability of nitrogen influence carbon sequestration by plants and carbon storage in soils.

This topic is currently actual, since the concentration of carbon dioxide in the atmosphere has been rising steadily and it changes many environmental factors. Right now forest ecosystems act like carbon reservoirs, but it is not known whether it will remain so in the future. By analysing the location and the availability of nitrogen in the region, and by comparing the carbon fluxes and the impact on other processes, it is possible to evaluate the utility of nitrogen in the carbon balance of forest ecosystems.

Altogether we can say that nitrogen in forest ecosystems is one of the most important nutrient, that contributes carbon storage in plant's biomass and in soil, but endless nitrogen adding only does not improve carbon storage because nitrogen and phosphorus ratio must be balanced too. In addition, excess nitrogen can negatively affect the production of forest. Here, the extent and direction of impact depends on many other aspects that need further investigation.

Tänu sõnad

Käesoleva töö valmimise eest tahan tänada oma juhendajat Pille Mändi, kes oli alati valmis mind aitama ning heade nõuannete ja mõtetega toetama.

Kasutatud kirjandus

- Aber, J., McDowell, W., Nadelhoffer, K., Magill, A., Berntson, G., Kamakea, M., McNulty, S., Currie, W., Rustad, L. & Fernandez, I. (1998). Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: hypotheses revisited. *BioScience*, 48: 921–934.
- Aber, J. D., Nadelhoffer, K. J., Steudler, P. & Melillo, J. M. (1989). Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. Excess nitrogen from fossil fuel combustion may stress the biosphere. *BioScience*, 39: 378–386.
- Auyeung, D. S. N., Suseela, V. & Dukes, J. S. (2013). Warming and drought reduce temperature sensitivity of nitrogen transformations. *Global Change Biology*, 19: 662–676.
- Batjes, N. H. (1996). Total carbon and nitrogen in the soils of the world. *European Journal of Soil Science*, 47: 151–163.
- Batterman, S. A., Hedin, L. O., van Breugel, M., Ransijn, J., Craven, D. J. & Hall, J. S. (2013). Key role of symbiotic dinitrogen fixation in tropical forest secondary succession. *Nature*, 502: 224–229.
- Beermann, F., Langer, M., Wetterich, S., Strauss, J., Boike, J., Fiencke, C., Schirrmeister, L., Pfeiffer, E-M. & Kutzbach, L. (2016). Permafrost thaw and release of inorganic nitrogen from polygonal tundra soils in eastern Siberia. *Biogeosciences Discussions*, doi:10.5194/bg-2016-117.
- Bejarano-Castillo, M., Campo, J. & Roa-Fuentes, L. L. (2015). Effects of increased nitrogen availability on C and N cycles in tropical forests: a meta-analysis. *PLoS ONE*, 10: e0144253.
- Bergh, J., Linder, S. & Bergström, J. (2005). Potential production of Norway spruce in Sweden. *Forest Ecology and Management*, 204: 1–10.
- Binkley, D. & Hart, S. C. (1989). The components of nitrogen availability assessments in forest soils. *Soil Science*, 10: 57–112.
- Bradford, M. A. & Crowther, T. W. (2013). Carbon use efficiency and storage in terrestrial ecosystems. *The New Phytologist*, 199: 7–9.

- Cusack, D. F., Silver, W. L., Torn, M. S. & McDowell, W. H. (2011). Effects of nitrogen additions on above- and belowground carbon dynamics in two tropical forests. *Biogeochemistry*, 104: 203–225.
- Drake, J. E., Gallet-Budynek, A., Hofmockel, K. S., Bernhardt, E. S., Billings, S. A., Jackson, R. B., Johnsen, K. S., Lichter, J., McCarthy, H. R., McCormack, M. L., Moore, D. J. P., Oren, R., Palmroth, S., Phillips, R. P., Pippen, J. S., Pritchard, S. G., Treseder, K. K., Schlesinger, W. H., DeLucia, E. H. & Finzi, A. C. (2011). Increases in the flux of carbon belowground stimulate nitrogen uptake and sustain the long-term enhancement of forest productivity under elevated CO₂. *Ecology Letters*, 14: 349–357.
- Dybzinski, R., Farrior, C. E. & Pacala, S. W. (2015). Increased forest carbon storage with increased atmospheric CO₂ despite nitrogen limitation: a game-theoretic allocation model for trees in competition for nitrogen and light. *Global Change Biology*, 21: 1182–1196.
- Eickenscheidt, T., Heinichen, J., Augustin, J., Freibauer, A. & Drösler, M. (2014). Nitrogen mineralization and gaseous nitrogen losses from waterlogged and drained organic soils in a black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) forest. *Biogeosciences*, 11, 2961–2976.
- Fan, H., Wu, J., Liu, W., Yuan, Y., Huang, R., Liao, Y. & Li, Y. (2014). Nitrogen deposition promotes ecosystem carbon accumulation by reducing soil carbon emission in a subtropical forest. *Plant Soil*, 379: 361–371.
- Fang, J., Kato, T., Guo, Z., Yang, Y., Hu, H., Shen, H., Zhao, X., Kishimoto-Mo, A. W., Tang, Y. & Houghton, R. A. (2014). Evidence for environmentally enhanced forest growth. *PNAS*, 111: 9527–9532.
- Fernandez-Martinez, M., Vicca, S., Janssens, I. A., Sardans, J., Luyssaert, S., Campioli, M., Chapin III, F. S., Ciais, P., Malhi, Y., Obersteiner, M., Papale, D., Piao, S. L., Reichstein, M., Roda, F. & Penuelas, J. (2014). Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance. *Nature Climate Change*, 4: 471–476.
- Fisher, J. B., Badgley, G. & Blyth, E. (2012). Global nutrient limitation in terrestrial vegetation. *Global Biogeochemical Cycles*, 26: GB3007.

- Fleischer, K., Rebel, K. T., van der Molen, M. K., Erisman, J. W., Wassen, M. J., van Loon, E. E., Montagnani, L., Gough, C. M., Herbst, M., Janssens, I. A., Gianelle, D. & Dolman, A. J. (2013). The contribution of nitrogen deposition to the photosynthetic capacity of forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 27: 187–199.
- Fowler, Z. K., Adams, M. B. & Peterjohn, W. T. (2015). Will more nitrogen enhance carbon storage in young forest stands in central Appalachia? *Forest Ecology and Management*, 337: 144–152.
- Frey, S. D., Ollinger, S., Nadelhoffer, K., Bowden, R., Brzostek, E., Burton, A., Caldwell, B. A., Crow, S., Goodale, C. L., Grandy, A. S., Finzi, A., Kramer, M. G., Lajtha, K., LeMoine, J., Martin, M., McDowell, W. H., Minocha, R., Sadowsky, J. J., Templer, P. H. & Wickings, K. (2014). Chronic nitrogen additions suppress decomposition and sequester soil carbon in temperate forests. *Biogeochemistry*, 121: 305–316.
- Hungria, M. & Vargas, M. A. T. (2000). Environmental factors affecting N₂ fixation in grain legumes in the tropics, with an emphasis on Brazil. *Field Crops Research*, 65: 151–164.
- Jandl, R. & Schindlbacher, A. (2014). Carbon sequestration in Central European forest ecosystems. In: *CO₂ Sequestration and Valorization* (eds Esteves, V. & Morgado, C.). InTech, pp. 225–249.
- Jarvis, P. & Linder, S. (2000). Constraints to growth of boreal forests. *Nature*, 405: 904–905.
- Kanal, A. (2014). Pedosfäär. In: *Üldmaateadus – õpik kõrgkoolidele* (eds Mander, Ü. & Liiber, Ü.). Ökoloogia ja maateaduste instituut, Tartu, pp. 381–430.
- Koven, C. D., Lawrence, D. M. & Riley, W. J. (2015). Permafrost carbon – climate feedback is sensitive to deep soil carbon decomposability but not deep soil nitrogen dynamics. *PNAS*, 112:3752–3757.
- Law, B. (2013). Nitrogen deposition and forest carbon. *Nature*, 496: 307–308.
- LeBauer, D. S. & Treseder, K. K. (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89: 371–379.

- Lewis, D. B., Castellano, M. J. & Kaye, J. P. (2014). Forest succession, soil carbon accumulation, and rapid nitrogen storage in poorly remineralized soil organic matter. *Ecology*, 95: 2687–2693.
- Lovett, G. M., Arthur, M. A., Weathers, K. C., Fitzhugh, R. D. & Templer, P. H. (2013). Nitrogen addition increases carbon storage in soils, but not in trees, in an Eastern U.S. deciduous forest. *Ecosystems*, 16: 980–1001.
- Lupi, C., Morin, H., Deslauriers, A., Rossi, S. & Houle, D. (2013). Role of soil nitrogen for the conifers of the boreal forest: a critical review. *International Journal of Plant & Soil Science*, 2: 155–189.
- Maaroufi, N. I., Nordin, A., Hasselquist, N. J., Bach, L. H., Palmqvist, K. & Gundale, M. J. (2015). Anthropogenic nitrogen deposition enhances carbon sequestration in boreal soils. *Global Change Biology*, 21: 3169–3180.
- Macdonald, C. A., Anderson I. C., Bardgett, R. D. & Singh, B. K. (2011). Role of nitrogen in carbon mitigation in forest ecosystems. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 3: 303–310.
- McMahon, P. (2014). A Burning Issue: tropical forests and the health of global ecosystems. In: *Challenges and Opportunities for the World's Forests in the 21st century* (ed Fenning, T.). Forestry Sciences, 81: 23–35.
- Mead, D. J., Draper, D. & Madgwick, H. A. I. (1984). Dry matter production of a young stand of *Pinus radiata*: some effects of nitrogen fertiliser and thinning. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 14: 97–108.
- Melillo, J. M., Butler, S., Johnson, J., Mohan, J., Steudler, P., Lux, H., Burrows, E., Bowles, F., Smith, R., Scott, L., Vario, C., Hill, T., Burton, A., Zhou, Y-M. & Tang, J. (2011). Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets. *PNAS*, 108: 9508–9512.
- Menge, D. N. L., DeNoyer, J. L. & Lichstein, J. W. (2010). Phylogenetic constraints do not explain the rarity of nitrogen-fixing trees in late-successional temperate forests. *PLoS ONE*, 5: e12056.

- Menge, D. N. L., Lichstein, J. W. & Angeles-Perez, G. (2014). Nitrogen fixation strategies can explain the latitudinal shift in nitrogen-fixing tree abundance. *Ecology*, 95: 2236–2245.
- Nair, R. K. F., Perks, M. P., Weatherall, A., Baggs, E. M. & Mencuccini, M. (2016). Does canopy nitrogen uptake enhance carbon sequestration by trees? *Global Change Biology*, 22: 875–888.
- Nams, V. O., Folkard, N. F. G. & Smith, J. N. M. (1993). Effects of nitrogen fertilization on several woody and nonwoody boreal forest species. *Canadian Journal of Botany*, 71: 93–97.
- Oishi, A. C., Palmroth, S., Johnsen, K. H., McCarthy, H. R. & Oren, R. (2014). Sustained effects of atmospheric [CO₂] and nitrogen availability on forest soil CO₂ efflux. *Global Change Biology*, 20: 1146–1160.
- Osman, K. T. (2013). *Forest Soils: Properties and Management*. Springer Science & Business Media.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W., Phillips, O. L., Shvidenko, A., Lewis, S. L., Canadell, J. G., Ciais, P., Jackson, R. B., Pacala, S. W., McGuire, A. D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S. & Hayes, D. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333: 988–993.
- Percy, K. E., Jandl, R., Hall, J. P. & Lavigne, M. (2003). The role of forests in carbon cycles, sequestration, and storage. Issue 1: forests and the global carbon cycle: sources and sinks.
- Pärtel, M. & Mander, Ü. (2014). Biosfäär. In: *Üldmaateadus – õpik kõrgkoolidele* (eds Mander, Ü. & Liiber, Ü.). Ökoloogia ja maateaduste instituut, Tartu, pp. 431–472.
- Raich, J. W., Clark, D. A., Schwendenmann, L. & Wood, T. E. (2014). Aboveground tree growth varies with belowground carbon allocation in a tropical rainforest environment. *PLoS ONE*, 9: e100275.
- Reich, P. B., Luo, Y., Bradford, J. B., Poorter, H., Perry, C. H. & Oleksyn, J. (2014). Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots. *PNAS*, 111: 13721–13726.

- Running, S. W. & Gower, S. T. (1991). FOREST-BGC, a general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets. *Tree Physiology*, 9: 147–160.
- Snowdon, P. & Benson, M. L. (1992). Effects of combinations of irrigation and fertilisation on the growth and above-ground biomass production of *Pinus radiata*. *Forest Ecology and Management*, 52: 87–116.
- Sullivan, B. W., Smith, W. K., Townsend, A. R., Nasto, M. K., Reed, S. C., Chazdon, R. L. & Cleveland, C. C. (2014). Spatially robust estimates of biological nitrogen (N) fixation imply substantial human alteration of the tropical N cycle. *PNAS*, 111: 8101–8106.
- Templer, P. H., Mack, M. C., Chapin, III, F. S., Christenson, L. M., Compton, J. E., Crook, H. D., Currie, W. S., Curtis, C. J., Dail, D. B., D’Antonio, C. M., Emmett, B. A., Epstein, H. E., Goodale, C. L., Gundersen, P., Hobbie, S. E., Holland, K., Hooper, D. U., Hungate, B. A., Lamontagne, S., Nadelhoffer, K. J., Osenberg, C. W., Perakis, S. S., Schleppi, P., Schimel, J., Schmidt, I. K., Sommerkorn, M., Spoelstra, J., Tietema, A., Wessel, W. W. & Zak, D. R. (2012). Sinks for nitrogen inputs in terrestrial ecosystems: a meta-analysis of ¹⁵N tracer field studies. *Ecology*, 93: 1816–1829.
- ter Steege, H., Pitman, C. A., Phillips, O. L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J-F., Prevoist, M-F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P. & Vasquez, R. (2006). Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, 443: 444–447.
- Zaehle, S. & Dalmonech, D. (2011). Carbon-nitrogen interactions on land at global scales: current understanding in modelling climate biosphere feedbacks. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 3: 311–320.
- Turkington, R., John, E., Krebs, C. J., Dale, M. R. T., Nams, V. O., Boonstra, R., Boutin, S., Martin, K., Sinclair, A. R. E. & Smith, J. N. M. (1998). The effects of NPK fertilization for nine years on boreal forest vegetation in Northwestern Canada. *Journal of Vegetation Science*, 9: 333–346.

- Vadeboncoeur, M. A. (2010). Meta-analysis of fertilization experiments indicates multiple limiting nutrients in northeastern deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 40: 1766–1780.
- Vitousek, P. M. & Howarth, R. W. (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry* 13: 87–115.
- Warlind, D., Smith, B., Hickler, T. & Arneeth, A. (2014). Nitrogen feedbacks increase future terrestrial ecosystem carbon uptake in an individual-based dynamic vegetation model. *Biogeosciences Discussions*, 11: 151–185.
- Wieder, W. R., Cleveland, C. C., Smith, W. K. & Todd-Brown, K. (2015). Future productivity and carbon storage limited by terrestrial nutrient availability. *Nature Geoscience*, 8: 441–445.
- Xia, J. & Wan, S. (2008). Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *The New Phytologist*, 179: 428–439.
- Xu, X., Thornton, P. E. & Post, W. M. (2013). A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 22: 737–749.
- Yan, Z., Li, P., Chen, Y., Han, W. & Fang, J. (2016). Nutrient allocation strategies of woody plants: an approach from the scaling of nitrogen and phosphorus between twig stems and leaves. *Scientific Reports*, 6: 20099.
- Yuan, Z. Y. & Chen, H. Y. H. (2012). A global analysis of fine root production as affected by soil nitrogen and phosphorus. *Proceedings of the Royal Society B*, 279: 3796–3802.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, **Helis Soe**,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

„Mulla lämmastikuisalduse mõju metsade süsinikubilansile“

mille juhendaja on **Pille Mänd**,

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **19.05.2016**